

ENSAIOS FILOGENÉTICOS EM PULMONATA E SUA IMPORTÂNCIA NA NOVA CONCEITUAÇÃO DA SUPERFAMÍLIA STROPHOCHEILOIDEA

(GASTROPODA, STYLOMMATOPHORA) (*)

(Com 8 figuras)

JOSÉ LUIZ MOREIRA LEME

Museu de Zoologia
Universidade de São Paulo
São Paulo, SP

INTRODUÇÃO

Tendo por tema um assunto tão vasto como a filogenia, é óbvio que muitos ângulos poderiam ser abordados e, conseqüentemente, um sem número de esquemas evolutivos poderiam ser analisados.

Esta exposição visa ilustrar uma seqüência de raciocínio, apresentada com o objetivo de atingir a uma interpretação lógica e plausível da filogenia de um grupo estipulado de pulmonados terrestres e não tem qualquer pretensão de defender dogmas ou teorias estabelecidas.

Considerando como definidas e aceitas tais proposituras passo à apresentação da matéria prima utilizada na estrutura e na exposição do tema:

1. Foram tomadas em destaque as seguintes famílias: Achatinidae, Acavidae, Dorcasiidae, Strophocheilidae, Megalobulimidae e Ellobiidae.
2. Os trabalhos relevantes foram os seguintes (enumerados em ordem cronológica): PILSBRY (1911), CONNOLLY (1915), GERMAIN (1924), GRAHAM (1949), MORTON, (1955), DUNCAN (1960), VAN MOL (1967) e LEME (1973).
3. Como base para a interpretação da deriva continental, foram utilizados os dados de DIETZ & HOLDEN (1970), muito embora publicações mais recentes, como a de HUGHES (1973) — por exemplo — tenham trazido informes em alguns pontos divergentes. Todavia, como os estudos de deriva

continental são de evolução muito rápida, pensando na aplicação didática, optei pelo trabalho de DIETZ & HOLDEN.

4. Foi tomada como evidência básica o padrão atual de distribuição das famílias Achatinidae e Dorcasiidae (na África) e de Strophocheilidae na América do Sul (conceito de BEQUAERT, 1948).

I

Na distribuição da família Achatinidae, dada por PILSBRY (1911: 616), uma ampla área do Hemisfério Sul é coberta por gêneros a ela pertencentes. Para o Brasil são assinalados 5 gêneros e para a África 33. Para THIELE (1931), os 5 gêneros brasileiros constituem a família Subulinidae, enquanto para MEAD (1950), dos 33 gêneros africanos, apenas 2 são componentes de Achatininae (ou Achatinidae). Aceitando o conceito de que os gêneros assinalados por PILSBRY para outras localidades do Hemisfério Sul estão hoje abrigadas em outras famílias, podemos considerar a família Achatinidae restrita ao continente africano.

CONNOLLY (1915: 31) mostra a distribuição das subfamílias de Acavidae, segundo uma hipótese da época, que elas teriam se originado no Ceilão e daí radiado pelo Hemisfério Sul. Os grupos que se dispersaram teriam sido isolados por submersão de extensas massas de terra, e teriam evoluído em 4 subfamílias: Strophocheilinae (América do Sul), Dorcasiinae (África), Acavinae (Madagascar) e Caryodinae (Austrália).

GERMAIN (1924: 257) confirma tal distribuição e estendendo o estudo ao nível de gênero inclui o gênero *Macrocyclis*, limitado ao Chile.

(*) Texto da palestra apresentada no III Encontro dos Malacologistas Brasileiros.

Em THIELE (1931), já encontramos as 4 subfamílias, acima discriminadas, elevadas à categoria de família, o mesmo acontecendo com o gênero *Macrocyclus*. FRANC (1968) situa as famílias Strophocheilidae e Dorcasiidae na subordem Mesurethra, Macrocyclidae e Acavidae — reunindo as subfamílias Acavinae, Caryodinae e Clavatorinae — na subordem Sigmurethra.

Constatamos assim, que, entre a sistemática de THIELE e a de FRANC, há uma divergência no tocante à posição taxonômica dos gêneros *Acavus*, *Caryodes*, *Clavator* e afins. En-

Para tornar mais didática a análise deste padrão de distribuição, julgo válido o emprego dos termos “dominante” e “restrito”, tão só e unicamente para distinguir, respectivamente, os grupos de distribuição ampla e restrita. Em outras palavras, estes termos nada têm com dominância gênica, nem pretende refletir condições estabelecidas de competição. Concluindo, são empregados apenas no sentido da maior ou menor ocupação de área, em amplitude continental.

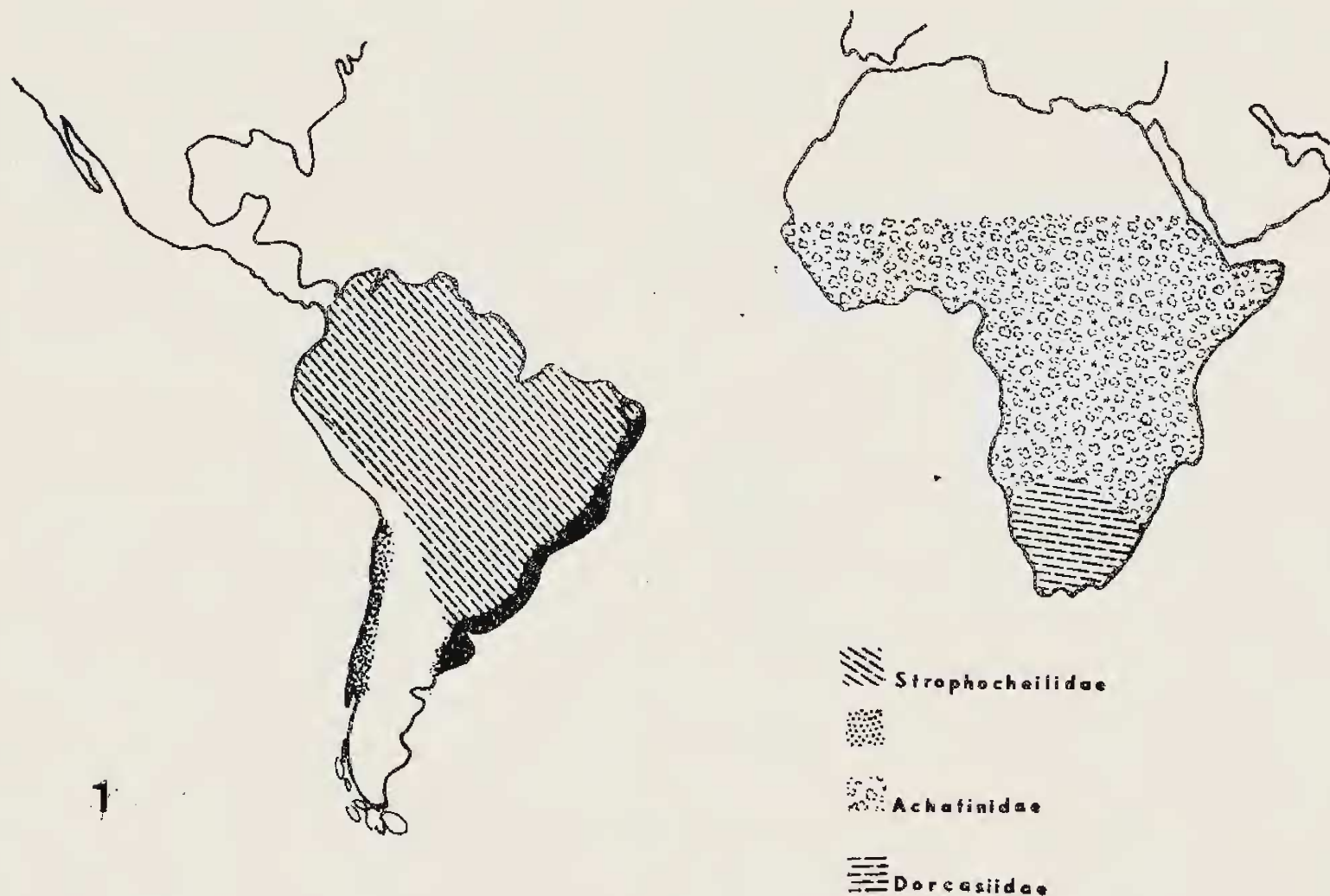


Figura 1 — Padrão da distribuição geográfica.

tretanto, o importante é notar que, em ambas, Strophocheilidae e Dorcasiidae estão separados de Acavidae ao nível de subordens — as duas primeiras em Mesurethra e a última em Sigmurethra.

Analisando o padrão atual da distribuição de Achatinidae e Dorcasiidae na África e Strophocheilidae na América do Sul (fig. 1), notamos que em ambos os continentes há um grupo de espécies de distribuição ampla e outro de distribuição restrita.

Feitas as devidas ressalvas, consideramos como grupo “dominante” na África a família Achatinidae e como grupo “restrito” Dorcasiidae. Na América do Sul ambos os grupos são constituídos por espécies da família Strophocheilidae (segundo conceito de BEQUAERT, 1948).

Esse padrão de distribuição mostra uma interessante coincidência: em ambos os lados do Atlântico os grupos “dominantes” abrigam espécies de grande porte, sendo em Achatinidae abrangidos os maiores pulmonados terrestres

(cerca de 20 cm de comprimento). Algumas espécies do grupo "dominante" da América do Sul atingem 16 cm de comprimento.

Deve aqui ser mencionado que CONNOLY (1915) considera o tamanho grande da concha como um caráter de primitividade, assinalando-o na sua lista de caracteres do precursor hipotético dos Acavidae.

Levantando a hipótese de que a família Strophocheilidae (conceito de BEQUAERT, 1948) é mais heterogênea do que se supõe, resta comprová-la através da anatomia comparada, tendo como guia os ensaios filogenéticos selecionados para este mister.

II

No esquema de MORTON (1955: 168, fig. 15) para a origem das subclasses de Gastropoda, um estoque primitivo de Archaeogastropoda aparece como precursor hipotético dos Prosobranchia, dos Opisthobranchia e Pulmonata.

Tendo Ellobiidae como a família básica dentre os Pulmonata, MORTON estabeleceu as relações filogenéticas entre seus gêneros tendo como substrato uma série de caracteres adaptativos. Nesse relacionamento, os gêneros *Ophicardelus*, *Ovatela* e *Phytia* apresentam o maior número de caracteres primitivos, enquanto a predominância dos caracteres derivados ocorre nos gêneros *Marinula*, *Ellobium* e *Melampus*.

Através da anatomia comparada de estômago, MORTON levantou a hipótese de que os Basommatophora superiores teriam se originado diretamente do estoque primitivo de Prosobranchia, mostrando (pg. 136, fig. 3) que dentre os Ellobiidae as tendências evolutivas seguem linhas próprias. Isto deu base a se atribuir à família Ellobiidae um maior destaque em relação aos demais Basommatophora.

Num estudo de gânglios nervosos, VAN MOL (1967) estabeleceu linhas filogenéticas para os Pulmonata a partir de Ellobiidae, estoque básico para o qual propôs a criação de uma Ordem, Archaeopulmonata. Nesta nova ordem reúne aos Ellobiidae as famílias Otinidae, Amphibolidae, Gadinidae, Chilinidae, Siphonariidae e Latiidae.

Tomando por base outros caracteres, diferentes especulações poderiam ser feitas sobre tal relacionamento, mas se as fizesse fugiria do eixo principal da exposição.

III

Para a adaptação ao meio aéreo, os pulmonados sofreram transformações na câmara pa-

lial, transformações estas que culminaram com a formação de um epitélio ricamente vascularizado, ao qual se convencionou chamar de pulmão.

Outras transformações adaptativas surgiram principalmente no aparelho excretor, onde o desenvolvimento paulatino de vias urinárias apresenta-se como um exemplo de fácil demonstração, como veremos a seguir.

Nos Prosobranchia de vida aquática (fig. 2) a eliminação da urina no interior da câmara palial não acarreta problema algum, pois a água circulante se encarrega de levar os excretas para o exterior. Os pulmonados de vida aérea, necessitam de uma via de transporte da urina, entre o poro renal e o exterior.

A evolução das vias urinárias, ureter primário e ureter secundário, é ilustrada pelas figuras 4 a 7.

Em Ellobiidae (Archaeopulmonata), de vida aquática (fig. 3), encontramos ainda a mesma condição dos Prosobranchia.

A figura 4 representa as espécies do grupo "dominante" sulamericano e a figura 5, as espécies dos grupos "restritos" dos dois continentes. As espécies do primeiro grupo, além de apresentarem um poro excretor simples localizado na face lateral livre do rim, têm um septo elevado separando a cavidade pulmonar em duas câmaras, respiratória e excretora (LEME 1973, figs. 30, 31).

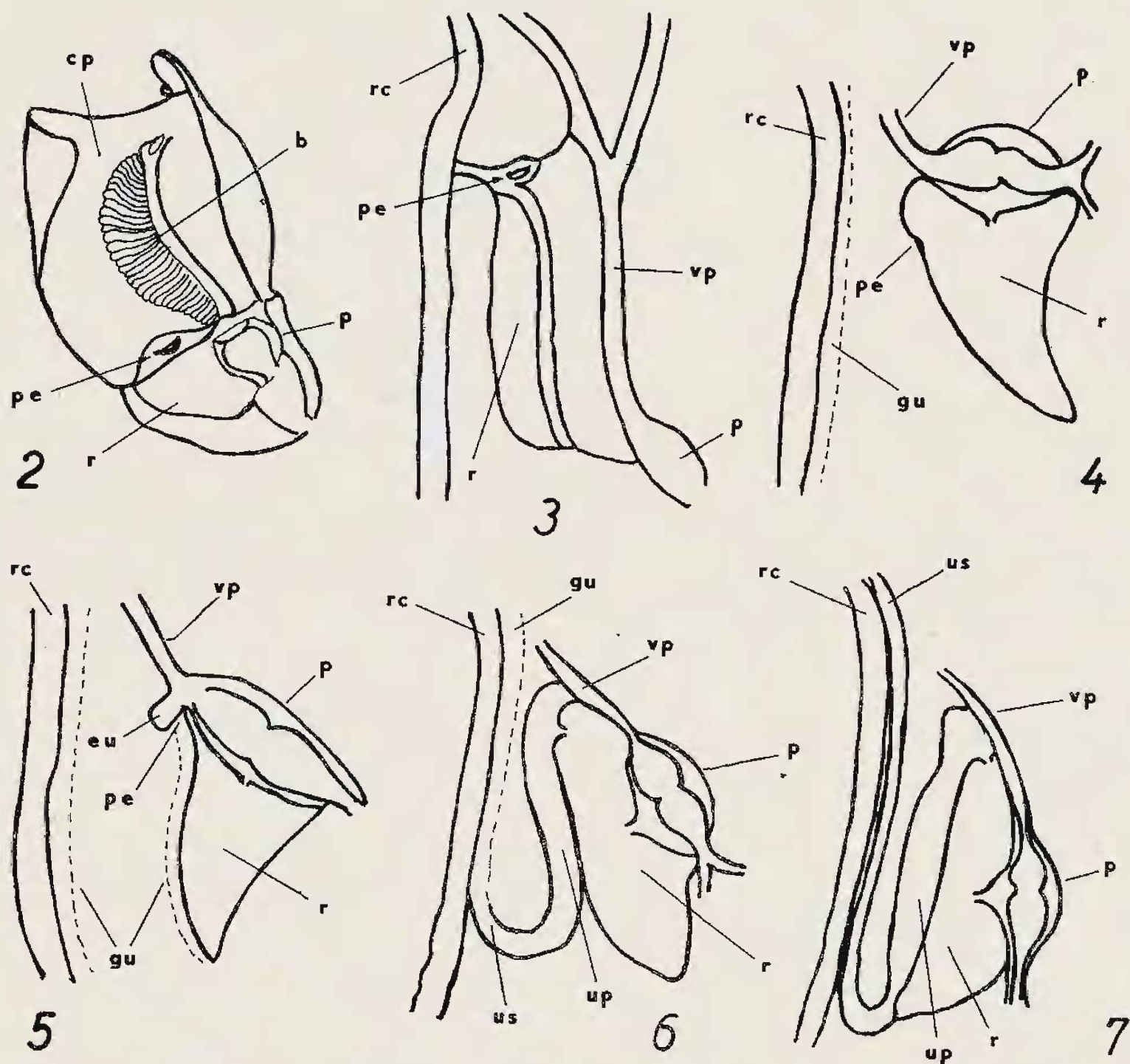
Tal septo pode ser interpretado como a primeira adaptação no sentido de impedir a poluição do pulmão. Mesmo admitindo que o septo seja uma simples expansão do epitélio respiratório, nada impede que sua presença física seja tomada como uma barreira contra a dispersão da urina.

Nas espécies dos grupos "restritos" (fig. 5) já há um esboço de ureter primário, junto ao qual se localiza o poro excretor. Estas espécies não apresentam septo pulmonar.

Podemos por ora levantar as seguintes hipóteses: a) nos grupos "restritos", as mutações responsáveis pelo surgimento do esboço de ureter teriam coincidido com a eliminação do septo pulmonar; b) o grupo "dominante" sulamericano teria tido ancestral diverso do dos "restritos".

Outras semelhanças anatômicas foram constatadas em espécies dos dois grupos "restritos", principalmente nos aparelhos digestivo e reprodutor.

Pelo exposto, pode-se concluir que há maior semelhança morfológica entre os dois grupos "restritos" do que entre os grupos "dominante" e "restrito" da América do Sul.



Figuras 2-7 — Esquema da evolução das vias urinárias; 2: Prosobranchia; 3: *Melampus* (Archaeopulmonata); 4: Strophocheilidae do grupo "dominante"; 5: Strophocheilidae do grupo "restrito"; 6: *Acavus* (Sigmurethra); 7: *Helix* (Sigmurethra). Explicação das letras: b — brânquia; cp — câmara palial; eu — esboço de ureter primário; gu — goteira urinária; p — pericárdio; pe — poro excretor; r — rim; rc — reto; up — ureter primário; us — ureter secundário; vp — veia pulmonar.

As figuras 6 e 7 representam gêneros de Sigmurethra: a primeira, *Acavus*, com apenas o ureter primário completo e a segunda, *Helix* com ambos os ureteres completamente desenvolvidos.

IV

Num ensaio sobre a evolução do sistema genital dos Pulmonata, DUNCAN (1960: 602, fig. 1) mostra linhas evolutivas partindo de *Acteon* (Opisthobranchia) e atingindo Basom-

matophora e Stylommatophora superiores. Em seu esquema, o gênero *Phytia* apresenta maior número de caracteres primitivos do que *Leucophytia*, o que confirma a posição destes dois gêneros de Ellobiidae no quadro sinótico de MORTON (1955: 154, fig. 14); e o gênero *Helix* é tomado como padrão dos Stylommatophora.

A eleição de *Helix* é válida para representar apenas os Sigmurethra, já que nos Mesurethra encontramos maior simplificação na genitália, expressada pela ausência de apêndices acessórios.

LEME (1973: 318, fig. 38-42) demonstrou o desaparecimento de uma glândula do aparelho genital (glândula genital acessória) através de diversas espécies de pulmonados terrestres. Constatando sua presença em todas espécies, estudadas, do grupo "dominante" americano, e nas de um único gênero do grupo "restrito" da América, e sua ausência nos *Sigmurethra*, considerou-a como um caráter de primitividade.

Na genitália dos *Achatinidae* (grupo "dominante" africano) encontramos órgão como bainha do pênis e prepúcio, caracteres não comuns dentre os *Stylommatophora*.

Sintetizando o que concerne ao sistema genital, temos: a) *Dorcasiidae* e os dois grupos sulamericanos apresentam padrão primitivo; b) *Achatinidae* tem estruturas próprias dos *Basommatophora*, como caracteres de primitividade; c) a glândula genital acessória é caráter exclusivo do grupo "dominante" e de apenas um gênero do grupo "restrito", ambos da América do Sul.

V

No esquema evolutivo de GRAHAM (1949: 756, fig. 24), para as transformações do estômago de gastrópodos e bivalvos, o ancestral hipotético comum apresenta estômago forte volumoso, com paredes internas constituindo um escudo gástrico e com um cécum alongado. A simplificação do estômago é acompanhada através dos *Prosobranchia*, onde o gênero mais avançado (*Nucella*) já não apresenta escudo gástrico.

Na citada ilustração temos uma grande lacuna, deixada pela passagem direta de *Nucella* (*Prosobranchia* superior) para *Helix* (*Pulmonata* superior), gênero este no qual o estômago nada mais é do que uma simples curvatura de ligação entre a porção distal do esôfago e a inicial do intestino.

Estágios menos avançados são encontrados em espécies dos grupos sulamericanos, nos quais o estômago ainda é volumoso, dotado de musculatura espessa e de dobras internas.

Um enfraquecimento progressivo da musculatura estomacal e o desaparecimento paulatino das dobras internas é ilustrado por LEME (1973, figs. 22-28).

Pelo exposto, é perfeitamente aceitável a interpretação de que a evolução do tubo digestivo dos *Stylommatophora* caminha no sentido da simplificação estrutural, com o aumento da ação química em detrimento da ação mecânica. Nestes termos, por apresentar maior grau de complexidade estrutural no tubo digestivo, o grupo "dominante" americano é mais primitivo

do que o "restrito". Esta maior complexidade é expressada também pela presença de uma volumosa válvula pré-retal (LEME, 1973, fig. B) em todas as espécies do primeiro grupo.

VI

Com os dados acima discutidos foi elaborado (LEME, 1973: 320) um quadro de caracteres, no qual os dois grupos americanos que constituem a família *Strophocheilidae* (conceito de BEQUAERT, 1948) foram relacionados com espécies de 15 famílias de *Pulmonata* abrangidas pelas 4 ordens que compõem esta subclasse: *Archaeopulmonata*, *Basommatophora*, *Stylommatophora* e *Systemmatophora*.

Pelo simples exame de tal quadro é fácil notar que os dois grupos americanos são distintos entre si ao nível de família. Com base em tal argumentação, foi proposto por LEME (1973) o nome *Megalobulimidae* para o grupo "dominante" americano, ficando na família *Strophocheilidae* apenas as espécies pertencentes ao grupo "restrito".

Com o desdobramento da família *Strophocheilidae* em duas outras, temos agora uma nova interpretação do padrão de distribuição nos dois continentes (fig. 1). A coincidência é ainda maior, pois passamos a ter duas famílias exclusivas da África (*Achatinidae* e *Dorcasiidae*) e duas exclusivas da América do Sul (*Strophocheilidae* e *Megalobulimidae*).

Buscando em DIETZ & HOLDEN (1970) sustentação para a interpretação de tal padrão de distribuição, temos os seguintes dados a considerar: a) no Permiano tínhamos a Pangea; b) no Triássico deu-se a separação de duas grandes massas de terra, Laurásia e Gondwana; c) no Jurássico o rompimento do Gondwana e o início da separação dos dois continentes; d) no Cretáceo, a separação definitiva de África e América do Sul.

A figura 8 visa analisar a distribuição das 4 famílias consideradas em função dos dados apresentados. Sendo estas famílias restritas aos dois continentes, podemos aceitar sua origem no Gondwana.

Dois estoques gondwânicos teriam se dispersado divergentemente. No fim do Jurássico um deles teria dado um ramo que ao evoluir se bifurcou. A separação dos dois continentes, no Cretáceo isolou os braços dessa bifurcação, deixando na África o grupo que evoluiu na família *Dorcasiidae* e na América do Sul o que evoluiu na *Strophocheilidae*. Estas duas famílias, juntamente com *Megalobulimidae* constituem a superfamília *Strophocheiloidea*.

O outro estoque primitivo, que se dispersou pela África, deu a família Achatinidae.

A adoção de dados de trabalhos mais recentes, que datam o início da separação dos continentes no Cretáceo Inferior, levaria à des-

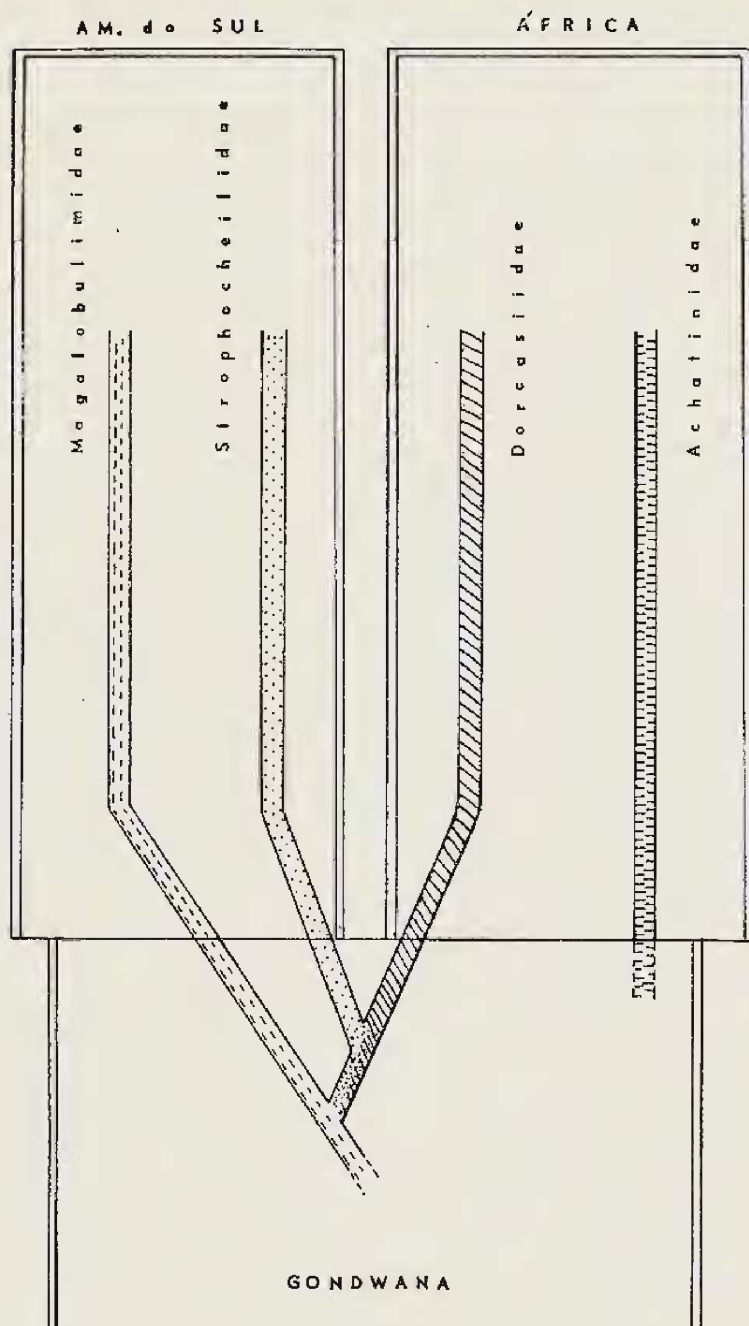


Figura 8 — Representação gráfica do padrão de distribuição geográfica e geológica.

locação da origem dos Strophocheiloidea para período posterior ao Jurássico, sem qualquer outra consequência para o tema discutido.

Finalizando, pode ser admitido que em sua dispersão os Strophocheilidae e os Dorcasiidae teriam encontrado como obstáculo as duas outras famílias — Megalobulimidae e Achatinidae — já estabelecidas, daí sua distribuição restrita.

RESUMO

A guisa de apresentação de palestra no III Encontro dos Malacologistas Brasileiros, foi elaborado um esquema de argumentação, que teve como eixo principal a interpretação de ensaios filogenéticos e como objetivo a demonstração da origem gondwânica da superfamília Strophocheiloidea.

Foi tomada como ponto básico a adoção do conceito de validade das subordens Measurethra e Sigmurethra, validade contestável à luz de estudos mais recentes e de dados ainda inéditos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BEQUAERT, J.C., 1948 — Monograph of the family Strophocheilidae a Neotropical family of terrestrial mollusks. *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard*, 100 (1):1-210, 32 pls.
- CONNOLLY, M., 1915 — Notes on South African Mollusca. III. A monograph of the Dorcaliinae. *Ann. S. Afr. Mus.*, 13 (7):120-178, 2 text-figs., pls. 2-5. Cape.
- DIETZ, R.S. & HOLDEN, J.C., 1970 — Reconstruction of Pangaea: Breakup and Dispersion of Continents, Permian to Present. *J. Geophys. Res.*, 75 (26):4939-4956.
- DUNCAN, C.J., 1960 — The evolution of the pulmonate genital system. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 134 (4):601-609. London.
- FRANC, A., 1968 — In P.-P. Grassé, *Traité de Zoologie* 5. Fasc. 3, *Mollusques Gastéropodes et Scaphopodes*. 607 pp. Masson & Cie. Paris.
- GERMAIN, L., 1924 — La distribution géographique et l'origine de la famille des Acauidés. *C. R. Congr. Soc. sav: Paris Sect. Sci.* pp. 254-269.
- GRAHAM, A., 1949 — The molluscan stomach. *Trns. Royal Soc. Edinburgh*, 61 (3):737-778, 24 text-figs.
- HUGHES, F.N. (ed.), 1973 — *Organisms and Continents time* (Symposium). 334 pp. *Paleontological Association*, London.
- LEME, J.L.M., 1973 — Anatomy and systematics of the Neotropical Strophocheiloidea (Gastropoda, Pulmonata) with the description of a new family. *Arq. Zool., S. Paulo*, 23 (5):295-337.
- MEAD, A.R., 1950 — Comparative genital anatomy of some African Achatinidae (Pulmonata). *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard*, 105 (2):209-291, 1 text-fig., 9 pls.
- MORTON, J.K., 1955 — The evolution of the Ellobiidae with a discussion on the origin of the Pulmonata. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 125 (1):127-168, 15 figs., 1 tab. London.
- PILSBRY, H.A., 1911 — Non-marine Mollusca of Patagonia. In SCOTT, W.B., 1905-1911, *Rep. Princeton Univ. Exp. to Patagonia, 1896-1899*, 3 (2) *Zoology* (5):513-633.
- THIELE, J., 1931 — *Handbuch der systematischen Weichtierkunde*. 1, VI + 778 pp., ill., Gustav Fischer, Jena.
- VAN MOL., J.J., 1967 — Étude morphologique et phylogénétique du ganglion cérébroide des Gastéropodes Pulmonés (Mollusques). *Mem. Acad. r. Bel. Ci. Sci.*, 8^o, 37 (5):1-168, 50 text-figs., 3 pls.